Iranian Journal of Field Crops Research
Vol. 16, No. 1, Spring. 2018, p. 153-164

نشریه پژوهشهای زراعی ایران
جلد ۱۶، شماره ۱، بهار ۱۳۹۷، ص. ۱۶۴-۱۵۳

کاربرد مفهوم زمان‌گرمایی جهت مدل‌سازی پاسخ جوانه‌زنی کلزا (*Brassica napus* L.) به دما

ابوالفضل درخشان[1]- عبدالمهدی بخشنده[1]*- سید عطاالله سیادت[1]- محمد رضا مرادی تلاوت[1]- بهرام اندرزیان[2]

تاریخ دریافت: ۱۳۹۵/۰۹/۰۱
تاریخ پذیرش: ۱۳۹۶/۰۴/۲۱

چکیده

مدل‌های مبتنی بر مفهوم زمان‌گرمایی ابزار مفیدی برای توصیف و پیش‌بینی جوانه‌زنی و رهایی بذر از خواب در رابطه با زمان و دما هستند. هدف از این مطالعه ارزیابی دقت پیش‌بینی رهیافت‌های مختلف زمان‌گرمایی در توصیف جوانه‌زنی سه رقم بهاره کلـزا (سـاری‌گـل، دلگـان و RGS003) بـود. آزمون جوانه‌زنی برای هر رقم در ۱۱ دمای ثابت ۸، ۱۲، ۱۶، ۲۰، ۲۴، ۲۸، ۳۲، ۳۳، ۳۴، ۳۵ و ۳۶ درجه سانتی‌گراد و چهار تکرار انجام شد و کل آزمایش سه مرتبه تکرار گردید. معیارهای نکویی برازش (RMSE و AICc) نشان داد که وقتـی T_b (دمـای پایـه) و θ_{Tm} (زمـان‌گرمـایی لازم بـرای تکمیـل جوانه‌زنی در دماهای بیش‌بهینه) برای کل جمعیت بذری ثابت فرض شد و توزیع نرمال بـرای توصـیف تنـوع $\theta_{T(g)}$ (زمـان‌گرمـایی لازم بـرای تکمیـل جوانه‌زنی هر کسر بذری معین در دماهای زیر بهینه) در دماهای زیر بهینه و $T_{m(g)}$ (دمای بیشینه برای هر کسر بذری معین) در دماهای بیش‌بهینه به‌کار رفت، مدل برازش بهتر و دقیق‌تری از دوره‌های زمانی جوانه‌زنی هر سه رقم کلزا داشت. T_b برای ارقام ساری‌گل، دلگان و RGS003 به‌ترتیـب ۵/۶۶، ۷/۱۳ و ۵/۸۶ درجه سانتی‌گراد برآورد شد. برآورد θ_{Tm} برای ارقام مختلف بین ۳۱/۶۲ تا ۳۴/۵۵ درجه سانتی‌گراد ساعت متغیر بـود. در رقـم سـاری‌گـل $\theta_{T(50)}$ و $T_{m(50)}$ به‌ترتیب ۳۶۹/۲۷ درجه سانتی‌گراد ساعت و ۳۴/۳۲ درجه سانتی‌گراد، در رقم دلگان به‌ترتیب ۳۷۸/۷۶ درجه سانتی‌گراد ساعت و ۳۳/۹۸ درجه سانتی‌گراد و در رقم RGS003 به‌ترتیب ۳۵۷/۸۹ درجه سانتی‌گراد ساعت و ۳۴/۴۲ درجه سانتی‌گراد پیش‌بینی شد. دمای بهینه برای درصـدهای مختلف جوانه‌زنی ($T_{o(g)}$) ثابت نبود. $T_{o(50)}$ برای ارقام ساری‌گل، دلگان و RGS003 به‌ترتیب ۳۱/۸۵، ۳۱/۷۸ و ۳۲/۰۶ درجه سانتی‌گراد تعیین شد.

واژه‌های کلیدی: تابع توزیع تجمعی، توزیع نرمال، دمای کاردینال، شاخص آکائیک، واحدهای گرمایی

مقدمه

دما یکی از مهم‌ترین عوامل مؤثر بر جوانه‌زنی بذر است. دماهـای پایــه (T_b)، بهینــه (T_o) و بیشــینه (T_m) گســتره‌ای از ایــن عامــل زیست‌محیطی را تعریف می‌کنند که در آن جوانه‌زنی بـذر یـک گونـه معین رخ می‌دهد. بذرها در دماهای کمتر از T_b یا بیشتر از T_m قادر به جوانه‌زنی نیستند، درحالی‌کـه سـرعت و درصـد جوانـه‌زنـی در T_o در حداکثر است. روابط گوناگونی برای توصیف اثر دما بـر جوانـه‌زنـی بـا هدف تعیین تاریخ کاشت بهینه گیاهان زراعـی یـا زمـان سـبز شـدن گونه‌های علف‌هرز در محیط‌های مختلف ارائه شده است (Soltani *et al.*, 2006; Mesgaran *et al.*, 2014). در همه ایـن روابـط، زمـان گرمایی[3] یا واحدهای حرارتی[4] همواره به‌عنوان یک اصل پذیرفته شده برای کمی‌سازی رشد گیاه و فرآیندهای نموی مطرح بـوده (Soltani and Sinclair, 2011) و به‌طور گسترده برای مـدل‌سـازی تغییـرات خواب (Steadman, 2004)، جوانه‌زنی بذر (Garcia-Huidobro *et al.*, 1982; Covell *et al.*, 1986)، سبز شدن گیاهچه (Qiu *et al.*, 2006) و سـایر مراحـل نمـو فنولوژیـک (Soltani and Sinclair, 2011) استفاده شده است.

در مدل‌های جوانه‌زنـی-گرمـایی[5] فـرض مـی‌شـود کـه سـرعت جوانه‌زنی برای هر کسر بذری معین (GR_g) با افزایش دما از T_b تا T_o به‌طور خطی افزایش و با افزایش بیشتر دما تا T_m به‌طور خطی کاهش می‌یابـد (Bradford, 2002). در بیشـتر ایـن مـدل‌هـا، تنـوع زمـان جوانه‌زنی برای هر کسر معین (g) از جمعیت بذری در دامنـه دماهـای زیر بهینه به‌عنوان پیامدی از تنوع مقادیر زمان گرمایی مورد نیاز برای جوانه‌زنی آن کسر ($\theta_{T(g)}$) فرض شده است. در ایـن حالـت، T_b بـرای

۱- گروه مهندسـی تولیـد و ژنتیـک گیـاهی، دانشـکده کشـاورزی، دانشـگاه علـوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان
۲- بخش تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی
(*- نویسنده مسئول: Email: Abakhshandeh@ramin.ac.ir)
DOI: 10.22067/gsc.v16i1.60457

3- Thermal time
4- Heat unit
5- Thermal-germination model

کل جمعیت بذری ثابت در نظر گرفته می‌شود (Covell *et al.*, 1986; Ellis *et al.*, 1986; Bradford, 2002). در دامنه دمایی بیش‌بهینه، تنوع در GR_g در میان کسرهای بذری پیامدی از تنوع T_m در درون آن جمعیت ($T_{m(g)}$) است، درحالی‌که زمان گرمایی مورد نیاز برای جوانه‌زنی همه بذرها (θ_{Tm}) ثابت در نظر گرفته می‌شود (Ellis *et al.*, 1986). بنابراین، در دامنه دمایی زیر بهینه،

$$\theta_{T(g)} = (T - T_b)t_g \quad (۱)$$

از آنجا که GR_g به‌عنوان عکس زمان جوانه‌زنی کسر g جمعیت بذری (t_g) تعریف می‌شود، معادله (۱) را می‌توان به‌صورت زیر بازنویسی کرد:

$$GR_g = 1/t_g = (T - T_b)/\theta_{T(g)} \quad (۲)$$

در دامنه دمایی بیش‌بهینه،

$$\theta_{T_m} = (T_{m(g)} - T)t_g \quad (۳)$$

یا

$$GR_g = 1/t_g = (T_{m(g)} - T)/\theta_{T_m} \quad (۴)$$

برای هر کسر جوانه‌زنی، GR_g را می‌توان با استفاده از دو خط راست توصیف کرد. شیب این دو خط معادل $\theta_{T(g)}$ و θ_{Tm} است و نقطه تقاطع آنها به‌عنوان T_o تعریف می‌شود. همچنین، دو نقطه‌ای که در آن GR_g معادل صفر است به‌ترتیب به‌عنوان T_b و T_m کسر جوانه‌زنی معین g ($T_{m(g)}$) تعریف می‌شوند (Covell *et al.*, 1986; Ellis *et al.*, 1986). این مدل به‌طور گسترده برای مقایسه زمان جوانه‌زنی گونه‌های مختلف یا برای یک گونه در زیستگاه‌ها و شرایط آب و هوایی مختلف (Alvarado and Bradford, 2002)، کمی‌سازی خواب بذر (Chantre *et al.*, 2009) و تعیین اثر تیمارهای پرایمینگ (Hardegree and Van Vactor, 2000) استفاده شده است. با این وجود، فرضیات این مدل در مورد جوانه‌زنی برخی گونه‌های گیاهی صادق نبوده است. برای مثال، چنتر و همکاران (Chantre *et al.*, 2009) گزارش کردند که پاسخ جوانه‌زنی سنگدانه (*Lithospermum arvense* L.) به دما با در نظر گرفتن توزیع نرمال برای هر دو T_b و T_m جمعیت بذری به‌طور دقیق‌تری شبیه‌سازی شد. ژانگ و همکاران (Zhang *et al.*, 2012) از توزیع نرمال برای توصیف تنوع T_b درون جمعیت بذری گونه‌های چچم یکساله (*Lolium multiflorum* Lam.) و چندساله (*Lolium perenne* L.) استفاده کردند. هاردگری (Hardegree, 2006) نیز گزارش کرد که هنگامی‌که T_m ثابت فرض شد و θ_{Tm} در داخل جمعیت بذری بر مبنای توزیع لوگ‌نرمال تغییر کرد، مدل برازش بهتری به جوانه‌زنی چهار گونه علف مرتعی در پاسخ به دما داشت.

درک بهتری از الگوهای جوانه‌زنی بذر در غربال ارقام و گیاهان زراعی از نظر دامنه تحمل به دماهای پایین و بالا و همچنین برای شناسایی مناطق جغرافیایی که در آن یک گونه یا ژنوتیپ قادر به جوانه‌زنی و استقرار موفقیت‌آمیزی است، مفید می‌باشد. در این مطالعه، فرض‌های مدل زمان گرمایی در مورد جوانه‌زنی سه رقم بهاره کلزا مورد آزمون قرار گرفت و در نهایت بهترین فرض‌ها جهت مدل‌سازی پاسخ جوانه‌زنی به دما و تعیین دماهای کاردینال برای این ارقام به‌کار رفت.

مواد و روش‌ها

آزمایش در سال ۱۳۹۵ در آزمایشگاه تکنولوژی بذر دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان اجرا شد. در این مطالعه پاسخ جوانه‌زنی بذر سه رقم بهاره کلزا (ساری‌گل، دلگان و RGS003) به دما مورد ارزیابی قرار گرفت. آزمون جوانه‌زنی در انکوباتورهایی با دماهای ثابت ۸، ۱۲، ۱۶، ۲۰، ۲۴، ۲۸، ۳۲، ۳۳، ۳۴، ۳۵ و ۳۶ (۰/۲±) درجه سانتی‌گراد انجام شد. این رژیم‌های دمایی هم دامنه دمایی زیر بهینه و هم دامنه دمایی بیش‌بهینه برای جوانه‌زنی ارقام کلزا را پوشش داد. برای هر رقم، آزمون جوانه‌زنی در قالب طرح کاملاً تصادفی با چهار تکرار اجرا شد. در هر تکرار، ۱۰۰ بذر روی کاغذ صافی واتمن شماره یک در پتری‌دیش پلاستیکی ۹ سانتی‌متری قرار گرفت و سپس کاغذهای صافی با هفت میلی لیتر آب مقطر مرطوب شدند. برای کاهش تلفات آب از طریق تبخیر، پتری دیش‌ها با پارافیلم پوشانده شدند و آبیاری پتری دیش‌ها در صورت نیاز انجام شد. به‌منظور هم دمایی آب مقطر با دمای انکوباتور، آب مقطر ۲۴ ساعت قبل از شروع آزمایش در انکوباتور قرار گرفت. بذرهایی که ریشه‌چه آنها به اندازه دو میلی‌متر یا بیشتر خارج شده بود، جوانه‌زده در نظر گرفته شدند. تعداد بذرهای جوانه‌زده روزانه چهار یا پنج مرتبه به مدت ۲۱ روز شمارش شد. کل آزمایش سه مرتبه تکرار شد و میانگین داده‌های جوانه‌زنی هر رقم در هر دما برای تجزیه آماری مورد استفاده قرار گرفت.

درصد جوانه‌زنی تجمعی برای هر رقم و رژیم دمایی در هر ساعت شمارش محاسبه گردید. سپس، زمان صرف شده برای رسیدن جوانه‌زنی تجمعی به زیرجمعیت‌های ۱۰، ۵۰ و ۹۰ درصد از حداکثر جوانه‌زنی در هر رژیم دمایی با درون‌یابی از منحنی پیشرفت این فرآیند در برابر زمان محاسبه شد (Soltani *et al.*, 2006). سرعت جوانه‌زنی (GR_g؛ عکس زمان جوانه‌زنی برای هر کسر بذری معین) به‌عنوان تابعی از دما به‌طور جداگانه برای هر رقم و کسر جوانه‌زنی ترسیم شد و داده‌ها جهت اجرای رویه‌های رگرسیون غیر خطی توسط بازرسی بصری به دو گروه دماهای زیر بهینه و بیش‌بهینه تقسیم شدند (Covell *et al.*, 1986; Hardegree, 2006). جوانه‌زنی بذرها درون یک جمعیت بذری به دلیل تنوع پاسخ هر بذر به دما (یا تنوع سرعت جوانه‌زنی بذرها در یک دمای ثابت و کل دماهای مورد آزمون)

از یک تابع توزیع تجمعی[1] دوجمله‌ای[2] تبعیت می‌کند. از این‌رو، جوانه‌زنی مشاهده شده بر اساس تابع توزیع تجمعی توزیع نرمال بر حسب قضیه حد مرکزی[3] شبیه‌سازی شد (Chantre *et al.*, 2009). چهار مدل جوانه‌زنی-گرمایی جهت مدل‌سازی پاسخ جوانه‌زنی ارقام بهاره کلزا به دما مورد مقایسه قرار گرفت:

مدل ۱. در این مدل T_b و T_m برای کل جمعیت بذری ثابت در نظر گرفته شد. درحالی‌که، تنوع $\theta_{T(g)}$ در دماهای زیر بهینه و $\theta_{Tm(g)}$ در دماهای بیش‌بهینه با استفاده از یک تابع توزیع نرمال توصیف شد. برای این مدل، پیشرفت جوانه‌زنی در طی زمان در دماهای زیر بهینه با استفاده از معادله زیر پیش‌بینی شد:

$$p(\theta_{T(g)}) = \varphi\left[(\theta_{T(g)} - \theta_{T(50)}) / \sigma_{\theta_T}\right] \quad (۵)$$

که در این معادله p، نسبت جوانه‌زنی بذرها برای هر θ_T معین؛ Φ، تبدیل لاپلاس انتگرال یا تابع توزیع تجمعی برای توزیع نرمال استاندارد با میانگین صفر و خطای استاندارد یک؛ $\theta_{T(50)}$، میانگین توزیع نرمال (زمان‌گرمایی مورد نیاز برای جوانه‌زنی ۵۰ درصد از جمعیت بذری در دماهای زیر بهینه) و $\sigma_{\theta T}$، انحراف استاندارد توزیع نرمال (اندازه پراکنش توزیع $\theta_{T(g)}$) است. برای دماهای بیش‌بهینه، جوانه‌زنی با استفاده از معادله (۶) پیش‌بینی شد:

$$p(\theta_{Tm(g)}) = \varphi\left[(\theta_{Tm(g)} - \theta_{Tm(50)}) / \sigma_{\theta_{Tm}}\right] \quad (۶)$$

که در این معادله p، نسبت جوانه‌زنی بذرها برای هر θ_{Tm} معین؛ $\theta_{Tm(50)}$، میانگین توزیع نرمال (زمان‌گرمایی مورد نیاز برای جوانه‌زنی ۵۰ درصد از جمعیت بذری در دماهای بیش‌بهینه) و $\sigma_{\theta Tm}$، انحراف استاندارد توزیع نرمال (اندازه پراکنش توزیع $\theta_{Tm(g)}$) است. در این معادله Φ به‌صورت زیر تعریف می‌شود:

$$\varphi(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_0^x e^{-t^2/t}\, dt \quad (۷)$$

مدل ۲. در این مدل T_b و θ_{Tm} برای کل جمعیت بذری ثابت در نظر گرفته شد. درحالی‌که، تنوع $\theta_{T(g)}$ در دماهای زیر بهینه و $T_{m(g)}$ در دماهای بیش‌بهینه با استفاده از یک تابع توزیع نرمال توصیف شد. در این مدل، پیشرفت جوانه‌زنی در طی زمان در دماهای زیر بهینه با استفاده از رابطه (۵) پیش‌بینی شد. جوانه‌زنی ارقام کلزا در پاسخ به دماهای بیش‌بهینه با استفاده از معادله (۸) توصیف شد:

$$p(T_{m(g)}) = 1 - \left[\varphi\left[(T_{m(g)} - T_{m(50)}) / \sigma_{T_m}\right]\right] \quad (۸)$$

که در این معادله p، نسبت جوانه‌زنی بذرها برای هر T_m معین؛ $T_{m(50)}$، میانگین توزیع نرمال (دمایی که در آن ۵۰ درصد از جمعیت بذری بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی نشان می‌دهند) و σ_{Tm}، انحراف استاندارد توزیع نرمال (اندازه پراکنش توزیع $T_{m(g)}$) است.

مدل ۳. در این مدل θ_T و T_m برای کل جمعیت بذری ثابت در نظر گرفته شد. درحالی‌که، تنوع $T_{b(g)}$ در دماهای زیر بهینه و $\theta_{Tm(g)}$ در دماهای بیش‌بهینه بر حسب توزیع نرمال توصیف شد. برای این مدل، پیشرفت جوانه‌زنی در طی زمان در دماهای زیر بهینه با استفاده از رابطه زیر پیش‌بینی شد:

$$p(T_{b(g)}) = \varphi\left[(T_{b(g)} - T_{b(50)}) / \sigma_{T_b}\right] \quad (۹)$$

که در این معادله p، نسبت جوانه‌زنی بذرها برای هر T_b معین؛ $T_{b(50)}$، میانگین توزیع نرمال (دمایی که در آن جوانه‌زنی ۵۰ درصد از جمعیت بذری متوقف می‌شود) و σ_{Tb}، انحراف استاندارد توزیع نرمال (اندازه پراکنش توزیع $T_{b(g)}$) است. در این مدل، پیشرفت جوانه‌زنی در طی زمان در دماهای بیش‌بهینه با استفاده از معادله (۶) پیش‌بینی شد.

مدل ٤. در این مدل θ_T و θ_{Tm} برای کل جمعیت بذری ثابت در نظر گرفته شد. درحالی‌که، تنوع $T_{b(g)}$ در دماهای زیر بهینه و $T_{m(g)}$ در دماهای بیش‌بهینه بر حسب توزیع نرمال توصیف شد. در این مدل، پیشرفت جوانه‌زنی در طی زمان در دماهای زیر بهینه با استفاده از معادله (۹) و در دماهای بیش‌بهینه با استفاده از معادله (۸) پیش‌بینی شد.

برازش مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی به داده‌های تجمعی ارقام مختلف کلزا با استفاده از نرم‌افزار SAS و با رویه NLMIXED PROC و به روش بهینه‌سازی پیش فرض Dual Quasi-Newton در این نرم‌افزار انجام شد. برای ارزیابی برازش مدل‌ها از شاخص ریشه میانگین مربعات خطا (RMSE[4]) و برای انتخاب بهترین تابع توزیع از شاخص آکائیک (AIC[5]) استفاده شد (Burnham and Anderson, 2002).

$$AIC = n \times Ln(RSS / n) + 2K \quad (۱۰)$$

که RSS[6] جمع مربعات باقیمانده؛ n، تعداد نمونه و k، تعداد پارامترهای مدل مورد نظر می‌باشد. بهترین مدل در مقایسه مدل‌ها، مدلی است که کمترین میزان AICc محاسبه شده را دارا باشد.

نتایج و بحث

بذر هر سه رقم کلزا در دمای ۳۲ درجه سانتی‌گراد سرعت جوانه‌زنی بیشتری نسبت به رژیم‌های دمایی کمتر و بیشتر از این حد دارا بودند. بنابراین، دمای بهینه برای جوانه‌زنی (T_o) جهت انجام رویه‌های رگرسیون غیر خطی و برآورد پارامترهای هر یک از مدل‌ها معادل ۳۲ درجه سانتی‌گراد فرض شد. برآورد پارامترها با استفاده از هر یک از مدل‌ها و همچنین معیارهای ارزیابی نکویی برازش برای هر سه رقم کلزا در جدول ۱ ارائه شده است. بر مبنای مدل‌های ۱ و ۲،

1- Cumulative distribution function
2- Binomial
3- Central limit theorem
4- Root Mean of Squares of Error
5- Akaike Information Criterion
6- Residual Sum of Square

حداقل دمای لازم برای جوانه‌زنی (T_b) رقم دلگان معادل ۷/۱۳ درجه سانتی‌گراد برآورد شد که این مقدار به‌طور معنی‌داری بزرگتر از برآورد T_b برای رقم ساری‌گل (۵/۶۶ درجه سانتی‌گراد) و RGS003 (۵/۸۶ درجه سانتی‌گراد) بود. بر اساس همین دو مدل، زمان‌گرمایی مورد نیاز برای جوانه‌دار شدن نیمی از جمعیت بذری در دماهای زیر بهینه ($\theta_{T(50)}$) برای ارقام مختلف کلزا بین ۳۵۷/۸۲ (دلگان) تا ۳۷۸/۷۶ (RGS003) درجه سانتی‌گراد ساعت متغیر بود. همچنین، اندازه پراکنش $\theta_{T(g)}$ ($\sigma_{\theta T}$) در رقم دلگان (۱۰۷/۰۹ درجه سانتی‌گراد ساعت) به‌طور معنی‌داری بیشتر از ارقام ساری‌گل (۷۴/۸۷ درجه سانتی‌گراد ساعت) و RGS003 (۷۳/۶۴ درجه سانتی‌گراد ساعت) بود (جدول ۱).

زمان‌گرمایی مورد نیاز برای جوانه‌زنی همه بذرها در دماهای زیر بهینه در مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی ۳ و ۴ ثابت فرض شد. بر این اساس، ثابت θ_T برای ارقام ساری‌گل، دلگان و RGS003 به‌ترتیب معادل ۳۷۱/۹۰، ۳۸۳/۸۱ و ۳۶۲/۶۵ درجه سانتی‌گراد ساعت برآورد شد که از این نظر تنها بین ارقام دلگان و RGS003 اختلاف معنی‌داری وجود داشت (جدول ۱). میانگین توزیع T_b جمعیت بذری ($T_{b(50)}$) بر مبنای این مدل‌ها برای ارقام ساری‌گل و RGS003 (به‌طور متوسط ۵/۵۶ درجه سانتی‌گراد) به‌طور معنی‌داری کوچکتر از رقم دلگان (۷/۴۱ درجه سانتی‌گراد) برآورد شد. همچنین، برآورد اندازه پراکنش توزیع $T_{b(g)}$ (σ_{Tb}) برای رقم دلگان (۱/۴۶ درجه سانتی‌گراد) به‌طور معنی‌داری بزرگتر از دو رقم دیگر کلزا (به‌طور متوسط ۰/۹۵ درجه سانتی‌گراد) بود (جدول ۱).

برآورد دمای بیشینه برای جوانه‌زنی (T_m) بر مبنای مدل‌های ۱ و ۳ برای ارقام مختلف کلزا بین ۳۴/۱۷ (دلگان) تا ۳۴/۲۳ (ساری‌گل) درجه سانتی‌گراد متغیر بود. بر مبنای این مدل‌ها، زمان‌گرمایی مورد نیاز برای جوانه‌زنی نیمی از جمعیت بذری در دماهای بیش‌بهینه ($\theta_{Tm(50)}$) برای رقم RGS003 معادل ۲۷/۸۳ درجه سانتی‌گراد ساعت برآورد شد که به‌طور معنی‌داری کمتر از $\theta_{Tm(50)}$ برآورد شده برای رقم ساری‌گل (۳۳/۰۸ درجه سانتی‌گراد ساعت) و برای این رقم نیز به‌طور معنی‌داری کمتر از برآورد $\theta_{Tm(50)}$ برای رقم دلگان (۳۹/۰۴ درجه سانتی‌گراد ساعت) بود. اندازه پراکنش توزیع $\theta_{Tm(g)}$ ($\sigma_{\theta Tm}$) برای رقم دلگان (۱۰/۰۳ درجه سانتی‌گراد ساعت) به‌طور معنی‌داری کوچکتر از ارقام ساری‌گل و RGS003 (به‌طور متوسط ۱۹/۳۵ درجه سانتی‌گراد ساعت) برآورد شد (جدول ۱).

میان ارقام کلزا از نظر ثابت θ_{Tm} برآورد شده با مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی ۲ یا ۴ اختلاف معنی‌داری وجود نداشت و به‌طور متوسط برای همه ارقام حدود ۳۳/۳۱ درجه سانتی‌گراد ساعت به‌دست آمد. بر اساس این دو مدل، برآورد میانگین T_m ($T_{m(50)}$) برای رقم دلگان (۳۳/۹۸ درجه سانتی‌گراد) به‌طور معنی‌داری کوچکتر از برآورد این پارامتر برای رقم ساری‌گل (۳۴/۳۲ درجه سانتی‌گراد) یا RGS003 (۳۴/۴۲ درجه سانتی‌گراد) بود. به‌طور مشابه، اندازه پراکنش $T_{m(g)}$ (σ_{Tm}) در رقم دلگان (۰/۲۵ درجه سانتی‌گراد) به‌طور معنی‌داری کوچکتر از σ_{Tm} دو رقم دیگر کلزا برآورد شد (جدول ۱).

معیارهای نکویی برازش (RMSE و AICc) نشان دادند که وقتی T_b و θ_{Tm} برای کل جمعیت بذری ثابت فرض شد و توزیع نرمال برای توصیف تنوع $\theta_{T(g)}$ در دماهای زیر بهینه و $T_{m(g)}$ در دماهای بیش‌بهینه به‌کار رفت (مدل جوانه‌زنی-گرمایی ۲)، مدل برازش بهتر و دقیق‌تری به داده‌های جوانه‌زنی هر سه رقم کلزا داشت. برعکس، در هر سه رقم کلزا بیشترین مقادیر RMSE و AICc وقتی به‌دست آمد که هر دوی θ_T و T_m برای کل جمعیت بذری ثابت فرض شد (مدل ۳) (جدول ۱). روابط بین $\theta_{T(g)}$ مشاهده شده و پیش‌بینی شده (مدل‌های ۱ و ۲)، $T_{b(g)}$ مشاهده شده و پیش‌بینی شده (مدل‌های ۳ و ۴)، $\theta_{Tm(g)}$ مشاهده شده و پیش‌بینی شده (مدل‌های ۱و ۳) و $T_{m(g)}$ مشاهده شده و پیش‌بینی شده (مدل‌های ۲ و ۴) برای ارقام مختلف کلزا در شکل‌های (۳-۱) ارائه شده است. چنانچه مقادیر واقعی و پیش‌بینی شده منطبق بر هم باشند، بدیهی است که مدل به درستی الگوهای جوانه‌زنی مشاهده شده را توضیح می‌دهد. تطابق بیشتر رابطه بین θ_T واقعی و پیش‌بینی شده و T_m واقعی و پیش‌بینی شده برای کسرهای مختلف جوانه‌زنی در این اشکال حاکی از آن است که مدل جوانه‌زنی-گرمایی ۲ در هر سه رقم کلزا دوره‌های زمانی جوانه‌زنی در پاسخ به دما را بهتر از سایرین توضیح داده است.

بر اساس توزیع تجمعی وارونه توزیع نرمال و خروجی‌های مدل ۲، زمان‌گرمایی مورد نیاز در دماهای زیر بهینه برای رسیدن درصد جوانه‌زنی نهایی به ۱۰ ($\theta_{T(10)}$) و ۹۰ درصد ($\theta_{T(90)}$) از حداکثر در رقم ساری‌گل به‌ترتیب معادل ۲۷۳/۳۲ و ۴۶۵/۲۲ درجه سانتی‌گراد ساعت برآورد شد (شکل ۱). همچنین، T_m برای احتمال جوانه‌زنی ۱۰ ($T_{m(10)}$) و ۹۰ درصد ($T_{m(90)}$) برای این رقم به‌ترتیب معادل ۳۵/۰۷ و ۳۳/۵۷ درجه سانتی‌گراد پیش‌بینی شد (شکل ۱). برای رقم دلگان، $\theta_{T(10)}$ و $\theta_{T(90)}$ به‌ترتیب معادل ۲۴۱/۵۲ و ۵۱۶/۰۰ درجه سانتی‌گراد ساعت و $T_{m(10)}$ و $T_{m(90)}$ به‌ترتیب معادل ۳۴/۳۰ و ۳۳/۶۶ درجه سانتی‌گراد پیش‌بینی شد (شکل ۲). در رقم RGS003، $\theta_{T(10)}$ و $\theta_{T(90)}$ به‌ترتیب معادل ۲۶۳/۵۲ و ۴۵۲/۲۶ درجه سانتی‌گراد ساعت و $T_{m(10)}$ و $T_{m(90)}$ به‌ترتیب معادل ۳۵/۲۷ و ۳۳/۵۶ درجه سانتی‌گراد پیش‌بینی شد (شکل ۳). این پارامترها به‌همراه سایر خروجی‌های مدل جوانه‌زنی-گرمایی ۲ جهت محاسبه سرعت جوانه‌زنی زیرجمعیت‌های ۱۰، ۵۰ و ۹۰ درصد (روابط (۲) و (۴)) مورد استفاده قرار گرفت (شکل ۴). همچنین، مقادیر T_o برای هر رقم کلزا در هر زیرجمعیت از طریق محاسبه نقطه قطع توابع پاسخ دمایی زیر بهینه و بیش‌بهینه تعیین شد (Hardegree, 2006). بر این اساس، مقادیر T_o محاسبه شده برای زیرجمعیت‌های مختلف ثابت نبود. مقدار T_o برای ۱۰ ($T_{o(10)}$)، ۵۰ ($T_{o(50)}$) و ۹۰ درصد ($T_{o(90)}$) جوانه‌زنی رقم ساری‌گل به‌ترتیب معادل ۳۱/۷۷، ۳۱/۸۵ و ۳۱/۶۴ درجه سانتی‌گراد تعیین شد (شکل 4A).

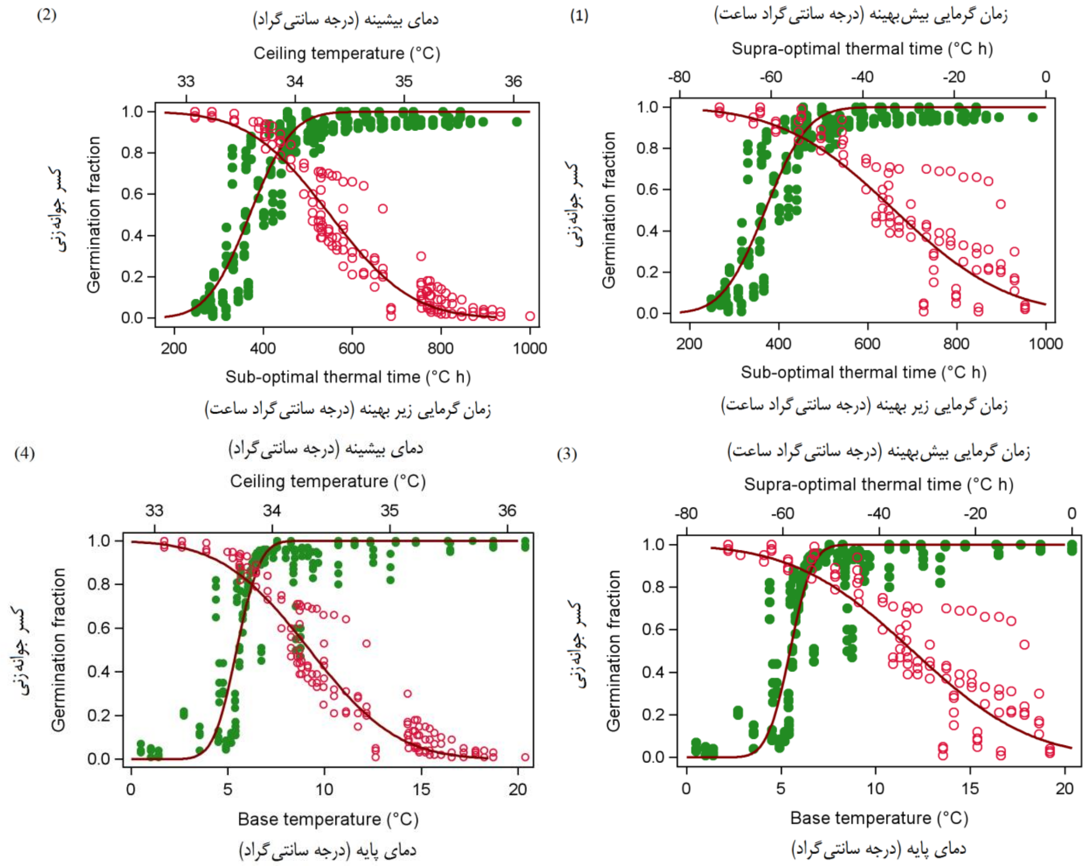
جدول ۱- برآورد پارامترها و ارزیابی نکویی برازش برای مدل‌های مختلف جوانه‌زنی-گرمایی برازش یافته به جوانه‌زنی تجمعی ارقام کلزا در دامنه‌ای از دماهای ثابت

Table 1- Parameters estimates and goodness of fit assessment for different thermal-germination models fitted to cumulative germination of oilseed rape cultivars across a range of constant temperatures

Parameters*	Sarigol				Dalgan				RGS003			
	Model 1	Model 2	Model 3	Model 4	Model 1	Model 2	Model 3	Model 4	Model 1	Model 2	Model 3	Model 4
T_b (°C)	5.66±0.04	5.66±0.04	-	-	7.13±0.02	7.13±0.02	-	-	5.86±0.04	5.86±0.04	-	-
$\theta_{T(50)}$ (°C h)	369.27±3.55	369.27±3.55	-	-	378.76±4.01	378.76±4.01	-	-	357.89±3.51	357.89±3.51	-	-
$\sigma_{\theta T}$ (°C h)	74.87±3.23	74.87±3.23	-	-	107.09±4.52	107.09±4.52	-	-	73.64±3.19	73.64±3.19	-	-
θ_T (°C h)	-	-	371.90±2.57	371.90±2.57	-	-	383.81±7.74	383.81±7.74	-	-	362.65±2.17	362.65±2.17
$T_{b(50)}$ (°C)	-	-	5.46±0.05	5.46±0.05	-	-	7.41±0.08	7.41±0.08	-	-	5.66±0.05	5.66±0.05
σ_{Tb} (°C)	-	-	0.95±0.06	0.95±0.06	-	-	1.46±0.10	1.46±0.10	-	-	0.95±0.05	0.95±0.05
T_m (°C)	34.23±0.01	-	34.23±0.01	-	34.17±0.01	-	34.17±0.01	-	34.22±0.01	-	34.22±0.01	-
$\theta_{Tm(50)}$ (°C h)	33.08±1.02	-	33.08±1.02	-	39.04±0.73	-	39.04±0.73	-	27.83±1.03	-	27.83±1.03	-
$\sigma_{\theta Tm}$ (°C h)	19.31±1.10	-	19.31±1.10	-	10.03±0.88	-	10.03±0.88	-	19.40±1.11	-	19.40±1.11	-
θ_{Tm} (°C h)	-	34.55±0.83	-	34.55±0.83	-	33.76±0.77	-	33.76±0.77	-	31.62±0.83	-	31.62±0.83
$T_{m(50)}$ (°C)	-	34.32±0.03	-	34.32±0.03	-	33.98±0.25	-	33.98±0.25	-	34.42±0.03	-	34.42±0.03
σ_{Tm} (°C)	-	0.59±0.03	-	0.59±0.03	-	0.25±0.02	-	0.25±0.02	-	0.67±0.03	-	0.67±0.03
RMSE	0.1122	0.0952	0.1250	0.1100	0.1174	0.1158	0.1391	0.1377	0.1206	0.0984	0.1292	0.1087
AICc	-938.8	-1142.0	-805.0	-963.4	-1022.0	-1042.0	-778.9	-793.1	-821.1	-1066.0	-738.4	-945.7

* T_b= دمای پایه کل جمعیت بذری؛ $\theta_{T(50)}$= زمان‌گرمایی مورد نیاز برای جوانه‌زنی ۵۰ درصد از جمعیت بذری در دماهای زیر بهینه؛ $\sigma_{\theta T}$= انحراف استاندارد توزیع نرمال زمان‌گرمایی زیر بهینه؛ θ_T= زمان‌گرمایی لازم برای تکمیل جوانه‌زنی در دماهای زیر بهینه؛ $T_{b(50)}$=دمای پایه برای جوانه‌زنی ۵۰ درصد از جمعیت بذری؛ σ_{Tb}= انحراف استاندارد توزیع نرمال دمای پایه جمعیت بذری؛ T_m= دمای بیشینه کل جمعیت بذری؛ $\theta_{Tm(50)}$= زمان‌گرمایی مورد نیاز برای جوانه‌زنی ۵۰ درصد از جمعیت بذری در دماهای بیش‌بهینه؛ $\sigma_{\theta Tm}$= انحراف استاندارد توزیع نرمال زمان‌گرمایی بیش‌بهینه؛ θ_{Tm}= زمان‌گرمایی لازم برای تکمیل جوانه‌زنی در دماهای بیش‌بهینه؛ $T_{m(50)}$= دمای بیشینه برای ممانعت از جوانه‌زنی ۵۰ درصد از جمعیت بذری؛ σ_{Tm}= انحراف استاندارد توزیع نرمال دمای بیشینه جمعیت بذری؛ RMSE= ریشه میانگین مربعات خطا؛ AICc=شاخص آکائیک تصحیح شده.

*T_b= The base temperature for the entire seed population; $\theta_{T(50)}$ = The thermal time required for 50% germination of seed population at sub-optimal temperatures; $\sigma_{\theta T}$= Standard deviation of the normal distribution of sub-optimal thermal time; θ_T= The thermal time required to complete germination at sub-optimal temperatures; $T_{b(50)}$= The base temperature for 50% germination of seed population; σ_{Tb}= Standard deviation of the normal distribution of base temperatures in seed population; T_m= The maximum temperature for the entire seed population; $\theta_{Tm(50)}$= The thermal time required for 50% germination of seed population at supra-optimal temperatures; $\sigma_{\theta Tm}$= Standard deviation of the normal distribution of supra-optimal thermal time; θ_{Tm}= The thermal time required to complete germination at supra-optimal temperatures; $T_{m(50)}$= The maximum temperature to inhibit 50% germination of seed population; σ_{Tm}= Standard deviation of the normal distribution of maximum temperatures in seed population; RMSE=Root Mean Square Error; AICc= Akaike Information Criteria.



شکل ۱- روابط بین زمان‌گرمایی زیر بهینه مشاهده شده (دایره‌های پر) و پیش‌بینی شده، دمای پایه مشاهده شده (دایره‌های پر) و پیش‌بینی شده، زمان‌گرمایی بیش‌بهینه مشاهده شده (دایره‌های خالی) و پیش‌بینی شده و دمای بیشینه مشاهده شده (دایره‌های خالی) و پیش‌بینی شده برای کسرهای مختلف جوانه‌زنی رقم ساری‌گل بر مبنای مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی ۱ تا ٤.

Figure 1- Relations between observed (filled circles) and predicted sub-optimal thermal time, observed (filled circles) and predicted base temperature, and observed (open circles) predicted supra-optimal thermal time and observed (open circles) and predicted maximum temperature for different germination fractions of cv. Sarigol based on the thermal-germination models 1-4.

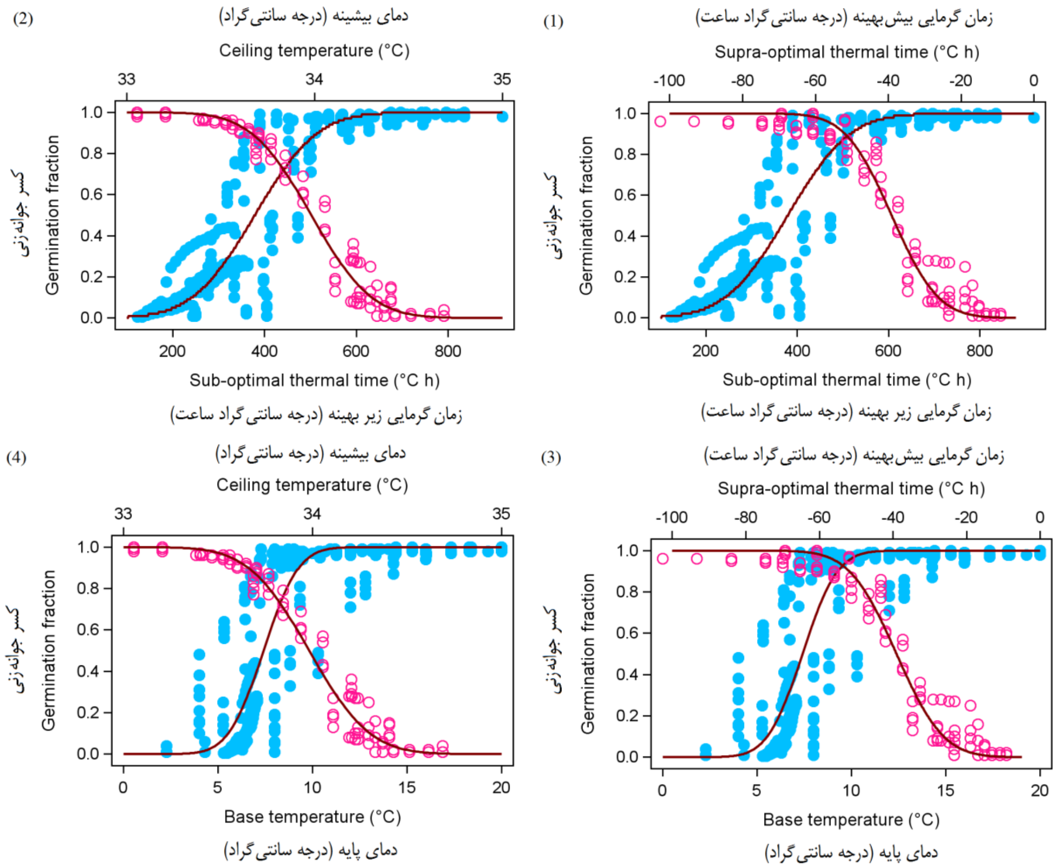
همچنین، $T_{o(10)}$، $T_{o(50)}$ و $T_{o(90)}$ برای رقم دلگان به‌ترتیب معادل ۳۰/۹۶، ۳۱/۷۸ و ۳۲/۰۱ درجه سانتی‌گراد (شکل 4B) و بـرای رقـم RGS003 به‌ترتیب معادل ۳۲/۰۸، ۳۲/۰۶ و ۳۱/۷۰ درجه سانتی‌گراد محاسبه شد (شکل 4C).

بر اساس نتایج مشاهده شده، دقیق‌تـرین رهیافـت زمـان‌گرمـایی برای شبیه‌سازی پاسخ جوانه‌زنی هر سه رقم بهاره کلـزا بـه دماهـای ثابت با فرض توزیع نرمال برای هر دوی زمـان‌گرمـایی زیـر بهینـه و دماهای بیشینه در جمعیت بذری به‌دست آمد. بر مبنای ایـن رویکـرد، یک حداقل دما برای جوانه‌زنی کل بذرهای هر جمعیت لازم است. در حالی‌که، در دماهای بیش‌بهینه یک مقدار ثابـت زمـان‌گرمـایی بـرای جوانه‌زنی کل جمعیت بذری وجود دارد، جوانه‌زنی هـر کسـر معـین از جمعیـت بـذری در دماهـای زیـر بهینـه بـه تجمـع واحـدهای معـین زمان‌گرمـایی وابسـته اسـت. بـذرها در دماهـای بـیش‌بهینـه فرآینـد بازدارندگی گرمایی[1] جوانه‌زنی نشان می‌دهند، یعنی چنانچه دما از حد معینی فراتر رود جوانه‌زنی کسر معینی از جمعیت بذری متوقف خواهد شد. به این ترتیب، احتمال جوانه‌زنی هر زیر جمعیت حاصل ترکیبی از دو توزیع نرمال تجمعی برای هر دوی زمان‌گرمایی و دماهای بیشـینه خواهد بود.

برخلاف نتایج این پژوهش، چنتر و همکـاران (Chantre *et al.*, 2009) گزارش کردند کـه T_b بـرای درصـدهای مختلـف جوانـه‌زنـی علف‌هرز سنگدانه متغیر بود و از این‌رو مدل زمان‌گرمایی مشمول ایـن فرض پیش‌بینی دقیق‌تری از پیشرفت جوانه‌زنی ارائه داد. عدم ثبات و تنوع T_b درون جمعیت بذری در چندین مطالعـه دیگـر گـزارش شـده اســت (Forcella *et al.*, 2000; Wang *et al.*, 2004; Hardegree, 2006). اما، نکته‌ای که باید بـه آن توجـه داشـت ایـن

1- Thermoinhibition

است که در اغلب این گزارش‌ها مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی برای گونه‌های غیر زراعی توسعه یافته‌اند. درحالی‌که، در همه مدل‌های ارائه شده برای ارقام گیاهان زراعی T_b به‌عنوان یک ویژگی ثابت جمعیت بذری گزارش شده است (Garcia-Huidobro *et al.*, 1982; Covell *et al.*, 1986; Bradford, 2002). تنوع T_b درون جمعیت‌های بذری غیر زراعی ممکن است با تنوع ژنتیکی داخل این جمعیت‌ها (Wang *et al.*, 2004) یا ناهمگونی شرایط محیطی در دوره بلوغ بذر (Baskin and Baskin, 1998) در ارتباط باشد.

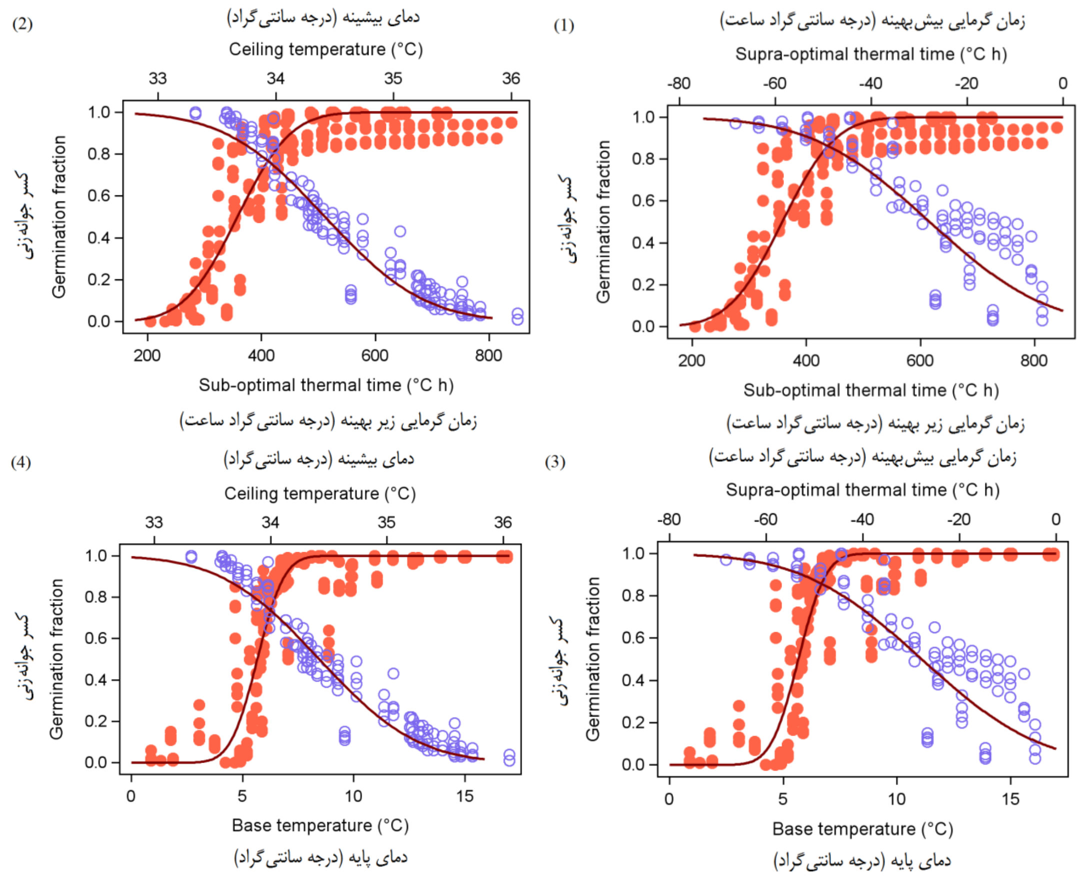


شکل ۲- روابط بین مقادیر زمان‌گرمایی مشاهده شده (دایره‌های پر) و پیش‌بینی شده در دماهای زیر بهینه، دمای پایه مشاهده شده (دایره‌های پر) و پیش‌بینی شده، زمان‌گرمایی بیش‌بهینه مشاهده شده (دایره‌های خالی) و پیش‌بینی شده و دمای بیشینه مشاهده شده (دایره‌های خالی) و پیش‌بینی شده برای کسرهای مختلف جوانه‌زنی رقم دلگان بر مبنای مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی ۱ تا ٤.

Figure 2- Relations between observed (filled circles) and predicted sub-optimal thermal time, observed (filled circles) and predicted base temperature, and observed (open circles) predicted supra-optimal thermal time and observed (open circles) and predicted maximum temperature for different germination fractions of cv. Dalgan based on the thermal-germination models 1-4.

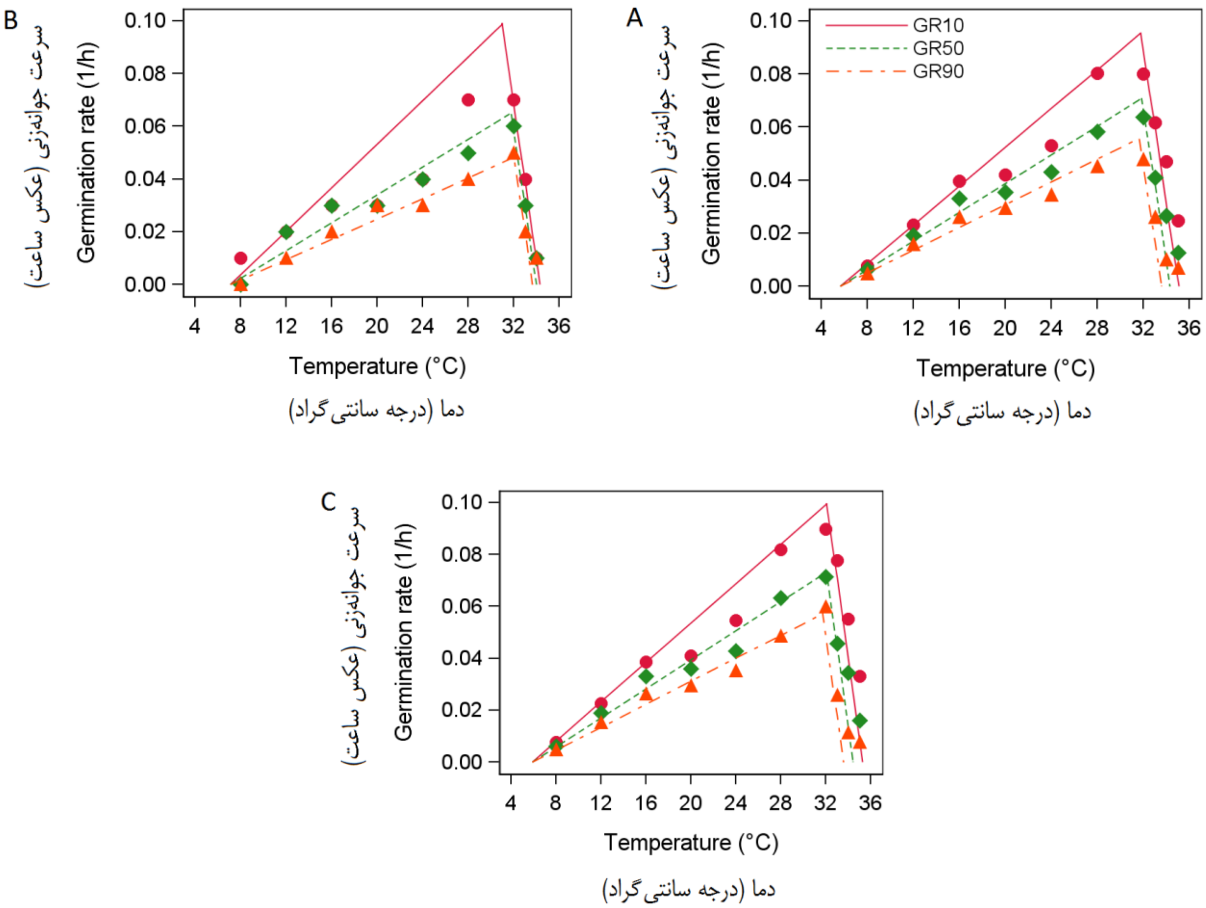
همه خروجی‌های مدل زمان‌گرمایی از نظر زیست‌شناختی معنی‌دار هستند و از این‌رو می‌توانند برای مقایسه واکنش جوانه‌زنی ارقام و گونه‌ها به دما مورد استفاده قرار گیرند. پاسخ جوانه‌زنی ارقام کلزای مورد مطالعه به دماهای پایین متفاوت بود، به‌طوری‌که برای T_b جوانه‌زنی رقم دلگان (۷/۱۳ درجه سانتی‌گراد) بیشتر از ارقام ساری‌گل و RGS003 (۵/۷۱ درجه سانتی‌گراد) به‌دست آمد. در این خصوص، T_b برای ظهور گیاهچه ارقام بهاره کلزا در سطح خاک بین ۷/۸۹ تا ۱۰/۹۴ درجه سانتی‌گراد گزارش شده است (Jafari *et al.*, 2012). در هر سه رقم کلزا فرآیند بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی بذر در گستره دمایی کوچکی رخ داد. به‌طوری‌که، در رقم دلگان تنها با ۲/۲ درجه‌سانتی‌گراد افزایش دما از دمای بهینه ($T_{o(50)}$؛ ۳۱/۷۸ درجه سانتی‌گراد) پاسخ بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی در ۵۰ درصد از جمعیت بذری مشاهده شد. همچنین، در ارقام ساری‌گل و RGS003 به‌ترتیب ۲/۴۷ و ۲/۳۶ درجه سانتی‌گراد افزایش دما از $T_{o(50)}$ برای کاهش ۵۰ درصدی جوانه‌زنی جمعیت بذری لازم بود. پاسخ بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی بذر اغلب با چرخه زندگی سالانه متداول در اقلیم‌های مدیترانه‌ای با زمستان‌های مرطوب و تابستان‌های خشک در ارتباط است (Nascimento *et al.*, 2013). در این مناطق،

جوانه‌زنی بذرهایی که در اوایل تابستان ریزش می‌کنند تا فرا رسیدن دماهای خنک‌تر و بارش‌های مطمئن‌تر فصل پاییز به تأخیر می‌افتد (Huo and Bradford, 2015). بنابراین، این پاسخ بازدارندگی جوانه‌زنی در ارقام کلزا، هرچند در دامنه دمایی کوچک، نوعی تطبیق‌پذیری اکولوژیکی محسوب می‌شود و می‌تواند به بقاء بذر آنها تحت شرایط متغیر دمای خاک در طی فصل تابستان و ظهور به‌عنوان علف‌هرز خودرو در فصل پاییز کمک کند. پارامترهای $\theta_{T(50)}$ و θ_{Tm} به‌ترتیب معیاری از سرعت جوانه‌زنی جمعیت بذری در سطوح دمایی زیر بهینه و بیش‌بهینه هستند. هرچه این پارامترها کوچکتر باشند سرعت جوانه‌زنی جمعیت بذری در سطوح گوناگون دمایی بیشتر است. همچنین، پارامترهای $\sigma_{\theta T}$ و σ_{Tm} به‌ترتیب معیاری از یکنواختی جوانه‌زنی جمعیت بذری در سطوح دمایی زیر بهینه و بیش‌بهینه هستند. در مدل جوانه‌زنی-گرمایی تنوع θ_T در دماهای زیر بهینه تعیین‌کننده زمان تا جوانه‌زنی کسرهای مختلف جمعیت بذری است. بنابراین، هرچه این پارامترها کوچکتر باشند گستره یا اندازه پراکنش زمان جوانه‌زنی کسرهای مختلف بذری کوچکتر و در نتیجه یکنواختی جوانه‌زنی جمعیت بذری در دماهای زیر بهینه بیشتر می‌باشد. σ_{Tm} گستره‌ای از دماهای بیش‌بهینه را نشان می‌دهد که در آن دماها جوانه‌زنی جمعیت بذری محتمل است. بنابراین، هرچه این پارامتر کوچکتر باشد گستره دماهایی که بذرها قادر به جوانه‌زنی هستند کوچکتر و یکنواختی جوانه‌زنی جمعیت بذری در دماهای بیش‌بهینه بیشتر است. هرچند تفاوت چشمگیری میان ارقام کلزا از نظر سرعت جوانه‌زنی در سطوح دمایی زیر بهینه یا بیش‌بهینه مشاهده نشد، اما یکنواختی جوانه‌زنی جمعیت بذری رقم دلگان در سطوح دمایی زیر بهینه کمتر از ارقام دیگر و گستره دماهای محتمل برای جوانه‌زنی این رقم کوچکتر از ارقام دیگر کلزا بود.



شکل ۳- روابط بین مقادیر زمان‌گرمایی مشاهده شده (دایره‌های پر) و پیش‌بینی شده در دماهای زیر بهینه، دمای پایه مشاهده شده (دایره‌های پر) و پیش‌بینی شده، زمان‌گرمایی بیش‌بهینه مشاهده شده (دایره‌های خالی) و پیش‌بینی شده و دمای بیشینه مشاهده شده (دایره‌های خالی) و پیش‌بینی شده برای کسرهای مختلف جوانه‌زنی رقم RGS003 بر مبنای مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی ۱ تا ٤.

Figure 3- Relations between observed (filled circles) and predicted sub-optimal thermal time, observed (filled circles) and predicted base temperature, and observed (open circles) predicted supra-optimal thermal time and observed (open circles) and predicted maximum temperature for different germination fractions of cv. RGS003 based on the thermal-germination models 1-4.



شکل ٤- رابطه بین سرعت جوانه‌زنی مشاهده شده (نمادها) و پیش‌بینی شده (خطوط) و دما برای کسرهای ۱۰ (GR10)، ۵۰ (GR50) و ۹۰ درصد (GR90) جوانه‌زنی در ارقام ساری‌گل (A)، دلگان (B) و RGS003 (C)

Figure 4- Relation between observed (symbols) and predicted (lines) germination rate and temperature for fractions 10, 50 and 90% germination in Sarigol (A), Dalgan (B) and RGS003 (C) cultivars

آستانه‌های گرمایی که در این مطالعه برای ارقام بهاره کلزا تعیین شد مقادیر اولیه مورد نیاز برای پیش‌بینی زمان از آبنوشی تا جوانه‌زنی بذر را به‌عنوان نخستین مرحله نموی گیاه زراعی در اختیار قرار می‌دهد. برای پیش‌بینی دقیق سبز شدن این گیاه می‌توان زمان‌گرمایی مورد نیاز برای این مرحله را به مقدار مورد نیاز از جوانه‌زنی تا ظهور در سطح خاک اضافه کرد.

نتیجه‌گیری

در مجموع، ارزیابی فرض‌های مدل زمان‌گرمایی نشان داد که وقتی T_b و θ_{Tm} برای کل جمعیت بذری ثابت فرض شد و توزیع نرمال برای توصیف تنوع $\theta_{T(g)}$ در دماهای زیر بهینه و $T_{m(g)}$ در دماهای بیش‌بهینه به‌کار رفت، مدل برازش بهتر و دقیق‌تری به دوره‌های زمانی جوانه‌زنی هر سه رقم بهاره کلزا در پاسخ به دماهای ثابت داشت. این مدل جوانه‌زنی-گرمایی الگوهای جوانه‌زنی مشاهده شده در ارقام مختلف کلزا را به‌خوبی توصیف کرد. آستانه‌های گرمایی که در این مطالعه برای ارقام کلزا تعیین شد تفاوت جوانه‌زنی این جمعیت‌های بذری در پاسخ به دما را به‌خوبی توضیح می‌دهد.

References

1. Alvarado, V., and Bradford, K. J. 2002. A hydrothermal time model explains the cardinal temperatures for seed germination. Plant, Cell & Environment 25 (8): 1061-1069.
2. Baskin, C. C., and Baskin, J. M. 1998. Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. San Diego, CA: Academic Press.

3. Bradford, K. J. 2002. Applications of hydrothermal time to quantifying and modeling seed germination and dormancy. Weed Science 50 (2): 248-260.
4. Burnham, K. P., and Anderson, D. R. 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. Springer, New York, USA.
5. Chantre, G. R., Batlla, D., Sabbatini, M. R., and Orioli, G. 2009. Germination parameterization and development of an after-ripening thermal-time model for primary dormancy release of *Lithospermum arvense* seeds. Annals of Botany 103 (8): 1291-1301.
6. Covell, S., Ellis, R. H., Roberts, E. H., and Summerfield, R. J. 1986.The influence of temperature on seed germination rate in grain legumes. I. A comparison of chickpea, lentil, soybean, and cowpea at constant temperatures. Journal of Experimental Botany 37 (5): 705-715.
7. Ellis, R. H., Covell, S., Roberts, E. H., and Summerfield, R. J. 1986. The influence of temperature on seed germination rate in grain legumes. II. Intraspecific variation in chickpea (*Cicer arietinum* L.) at constant temperatures. Journal of Experimental Botany 37 (10): 1503-1515.
8. Forcella, F., Benech-Arnold, R. L., Sanchez, R., and Ghersa, C. M. 2000.Modelling seedling emergence. Field Crops Research 67 (2): 123-139.
9. Garcia-Huidobro, J., Monteith, J. L., and Squire, G. R. 1982. Time, temperature and germination of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.). I. Constant temperature. Journal of Experimental Botany 33 (2): 288-296.
10. Hardegree, S.P. 2006. Predicting germination response to temperature. III. Model validation under field-variable temperature conditions. Annals of Botany 98 (4): 827-834.
11. Hardegree, S. P., and Van Vactor, S. S. 2000.Germination and emergence of primed grass seeds under field and simulated-field temperature regimes. Annals of Botany 85 (3): 379-390.
12. Huo, H., and Bradford, K. J. 2015. Molecular and hormonal regulation of thermoinhibition of seed germination. PP 3-33 in J.V. Anderson ed. Advances in Plant Dormancy. Springer International Publishing Switzerland.
13. Jafari, N., Esfahani, M., and Sabouri, A. 2012. Assessment of non-linear regression models to evaluate response of seedling emergence rate to temperature in three oil seed rape seed cultivars. Iranian Journal of Field Crop Science 42 (4): 857-868. (in Persian with English abstract).
14. Mesgaran, M. B., Rahimian Mashhadi, H. R., Alizadeh, H., Ohadi, S., and Zare, A. 2014. Modeling the germination responses of wild barley (*Hordeum spontaneum*) and littleseed cannary grass (*Phalaris minor*) to temperature. Iranian Journal of Weed Science 9 (2): 105-118. (in Persian with English abstract).
15. Nascimento, W. M., Huber, D. J., and Cantliffe, D. J. 2013. Carrot seed germination and respiration at high temperature in response to seed maturity and priming. Seed Science and Technology 41 (1): 164-169.
16. Qiu, J., Bai, Y., Coulman, B., and Romo, J. T. 2006. Using thermal time models to predict seedling emergence of orchardgrass (*Dactylis glomerata* L.) under alternating temperature regimes. Seed Science Research 16 (4): 261-271.
17. Soltani, A., and Sinclair T. R. 2011. A simple model for chickpea development growth and yield. Field Crops Research 124 (2): 252-260.
18. Soltani, A., Robertson, M. J., Torabi, B., Yousefi-Daz, M., and Sarparast, R. 2006. Modelling seedling emergence in chickpea as influenced by temperature and sowing depth. Agricultural and Forest Meteorology 138 (1-4): 156-167.
19. Steadman, K. J. 2004. Dormancy release during hydrated storage in *Lolium rigidum* seeds is dependent on temperature, light quality, and hydration status. Journal of Experimental Botany 55 (398): 929-937.
20. Wang, R., Bai, Y., and Tanino, K. 2004. Effect of seed size and sub-zero imbibitions temperature on the thermal time model of winterfat (*Eurotia lanata* (Pursh) Moq.). Environmental and Experimental Botany 51 (3): 183-197.
21. Zhang, H., McGill, C. R., Irving, L. J., Kemp, P. D., and Zhou, D. 2012. A modified thermal time model to predict germination rate of ryegrass and tall fescue at constant temperatures. Crop Science 53 (1): 240-249.

Iranian Journal of Field Crops Research
Vol. 16, No. 1, Spring. 2018, p. 153-164

نشریه پژوهشهای زراعی ایران
جلد ۱۶، شماره ۱، بهار ۱۳۹۷، ص. ۱۶۴-۱۵۳

Application of Thermal-time Concept to Modeling Oilseed Rape (*Brassica napus* L.) Seed Germination Response to Temperature

A. Derakhshan[1]- A. Bakhshandeh[1*]– S. A. Siadat[1]- M. R. MoradiTlavat[1]– B. Andarzian[2]
Received: 21-11-2016
Accepted: 12-07-2017

Introduction

In seed plants, seed germination is one of the important life history events, because it determines the time when a new life cycle is initiated. Temperature (T) is one of the most important environmental determinants of capacity and rate of germination. Base, optimum and ceiling T (cardinal temperatures) characterize the limit of this environmental factor over which the germination of a particular species can occur. The thermal-time approach has been successful in describing germination time courses in response to T, and most models predicting crop phenological development use a thermal-time scale to normalize for T variation over time. A clear understanding of the seed germination patterns is helpful in screening for tolerance of crops and cultivars to either low or high temperatures and in identifying geographical areas where a species or genotype can germinate and establish successfully by using the critical lower and upper temperatures for germination. Information on cardinal temperatures is lacking for germination of spring oilseed rape (*Brassica napus* L.), as one of the world's major oilseed crops. The aim of the present work was to evaluate the relative accuracy of different thermal-time approaches for the description of germination in three cultivars of spring oilseed rape.

Materials and Methods

Germination responses of three spring oilseed rape cultivars were investigated at different constant temperatures. The seeds were incubated in the dark using germinators with controlled environments at eleven constant T regimes of 8, 12, 16, 20, 24, 28, 32, 33, 34, 35 and 36 ºC with a range of ±0.2 ºC over a 21-day period. These T regimes cover both the sub- and supra-optimal T ranges. The trial was replicated three times with 4 Petri-dishes in each replication, for a total of 12 Petri-dishes for each cultivar at each T regime. The germinated seeds (criterion, radicle protrusion of > 2 mm) were counted and removed at frequent time intervals (every 4-8 h). Germination counts at each replicate of each T regime were pooled by cultivar across trials for data analysis. Cumulative germination percentage was calculated for every cultivar and T regime for every count-hour. The time taken for cumulative germination to reach subpopulation percentiles of 10, 50 and 90% of maximum in each T regime were calculated by interpolation from the progress of germination (%) versus time curve. Experimentally obtained cumulative-germination curves were used to perform a non-linear regression procedure to assess the relative accuracy of different thermal-germination models in predicting germination response under constant incubation temperatures. Assessment of goodness-of-fit was performed by the Akaike information criterion (AIC).

Results and Discussion

The most accurate approach for simulating the thermal-germination response of all three spring oilseed rape cultivars achieved by assuming a normal distribution of both thermal-time required to complete the germination of each given seed fraction in sub-optimal T range ($\theta_{T(g)}$) and maximum germination temperatures ($T_{m(g)}$), while base T (T_b) or supra-optimal thermal-time (θ_{Tm}) were considered constant for the entire population. According to this model, the base T for different cultivars ranged from 5.66 (cv. Sarigol) to 7.13 ºC (cv. Dalgan). Estimated θ_{Tm} varied between 31.62 to 34.55 ºC h for different spring oilseed rape cultivars. A $\theta_{T(50)}$ of 369.27 ºC h and a $T_{m(50)}$ of 34.32 ºC were identified for seed population of cv. Sarigol. The $\theta_{T(50)}$ was estimated to be 378.76 ºC h for cv. Dalgan and 357.89 ºC h for cv. RGS003. The $T_{m(50)}$ for germination of cv. Dalgan and cv. RGS003 was estimated to be 33.98 and 34.42 ºC, respectively. In all three cultivars, calculated values for optimum T (T_o) were not constant across subpopulations. The $T_{o(50)}$ was estimated to be 31.85 ºC for cv. Sarigol, 31.78 ºC for cv. Dalgan and 32.06 ºC for cv. RGS003. Thermal–time analysis, although an empirical method, is considered by

1- Department of Plant Production and Genetics Engineering, Faculty of Agriculture, Khuzestan Agricultural Sciences and Natural Resources University
2- Seed and Plant Improvement Department, Research and Education Center of Agricultural and Natural Resources of Khuzestan, Agricultural Research Education and Extension Organization (AREEO)
(*- Corresponding Author Email: Abakhshandeh@ramin.ac.ir)

many researchers to have physiologically and ecologically relevant parameters and, in its standard form, provides several useful indices of seed germination behavior in response to T. Despite its popularity, the generality of its assumptions has not been examined systematically. If these assumptions do not hold, at least approximately, in a particular situation, misleading interpretations can easily arise.

Conclusions

The thermal thresholds for seed germination identified in this study explain the differences in seed germination detected among populations of different spring oilseed rape cultivars. The thermal-time model described here gave an acceptable explanation of the observed seed germination patterns.

Keywords: Akaike information criterion, Cardinal temperatures, Cumulative distribution function, Normal distribution, Thermal units